植 物 分 类 学 报 35(2):136~147(1997)
Acta Phytotaxonomica Sinica

青藏高原和喜马拉雅地区锦鸡儿属植物的地理分布*

张明理
(中国科学院昆明植物研究所,昆明 650204)

THE GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF THE GENUS *CARAGANA* IN QINGHAI-XIZANG PLATEAU AND HIMALAYAS

Zhang Ming-li
(*Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204)

Abstract The Qinghai-Xizang(Tibet) Plateau and the Himalayas, a well-known natural region, is a diversity center and the southern distribution limit of the genus *Caragana* Fabr., which is of typical temperate asian areal type. There are twenty-four species and one variety of *Caragana* recognized by the author in this region, accounting for one-third of total species of the genus. According to the phylogenetic scheme of the genus(Moore, 1968), taxa occurring in this region are all advanced. They consist of not only the rachis-persistent group but also palmate-foliate group. This fact indicates that the differentiation of *Caragana* is active in this region. The endemism is common, in *Caragana* most of species are endemic. The vicarism is mainly influenced by some ecological factors such as climate and vegetation . Ser. Bracteolatae Kom. , including five species, forms a vicarism example along the Hengduan Mountains and Himalayas. The strong adaptation ability of species makes them become some dominant or prominant groups within their shrub communities. The cold and arid adaptations are illustrated by a series of species appearing in forest, grassland and desert as well as the related morphological variation. The areal relationships within the Qinghai-Xizang Plateau and Himalayas were analyzed by using MST (Minimum Spanning Tree) and PAE (Parsimony Analysis of Endemism). The floristic regionalizations of Wu(1979) for China and Mani(1978) for the Himalayas were consulted. The results indicate that the Hengduan Mountains especially its northern part, is a geographic node, from there the species of *Caragana* adaptively radiate northwards to Tangut and eastwards to southeastern Xizang. The Hengduan Mountain has little relation to the western Himalayas. There is no widespread species of *Caragana* across many different vegetation zones. The dispersion in *Caragana* is short in distance and the isolation results from different ecological factors. Although the

* 国家自然科学基金资助项目(编号 39370049)和中国博士后科学基金资助项目。
1996-10-07 收稿。

Qinghai-Xizang Plateau and Himalayas is probably not the place of origin of the genus, the adaptive radiation trend in China might be from Northeast to Southwest according to the relationships between this region and the adjancant regions. In addition, based on the restricted distribution pattern of the genus, together with the fossil records of other genera of the subfamily Papilionoideae, it could be considered that *Caragana* originated at eastern Siberia in the Late Miocene to Pliocene of the Tertiary.

Key words *Caragana*; Qinghai-Xizang Plateau and Himalayas; Distribution pattern; Ecological adaptation; Areal relationship; Origin

摘要 锦鸡儿属 *Caragana* 是一个典型的温带亚洲分布属。本属在青藏高原和喜马拉雅约有 24 种 1 变种,约占整个属的 1/3。这些种类几乎全部处于演化高级阶段,且既有叶轴宿存类群,也有假掌状叶类群。反映出种的分化很活跃,在横断山地区形成本属的分布中心、分化中心。本区内绝大多数种类是特有分布。替代现象主要受气候、植被变化作用,沿横断山和喜马拉雅分布的长齿系 Ser. Bracteolatae Kom. 是一个典型的替代分布类群。锦鸡儿属植物生态适应性很强,可在其生长的灌丛中形成优势种。寒化和旱化现象十分突出,它们有一系列森林种、草原种和荒漠种及相关的形态变异。用锦鸡儿属植物进行青藏高原和喜马拉雅区域内的分布区关系分析及最小生成树 MST 和特有性简约性分析(PAE),表明横断山地区特别是其北部是本属植物的一个地理结点。以此沿横断山向北部唐古特和西部藏东南适应性辐射。横断山和西喜马拉雅联系微弱,看不出植物长距离扩散的踪迹,大多是由于生态因子限制而产生的隔离。虽然本区不可能是锦鸡儿属的起源地,然而,通过本区与邻近地区的地理联系,可推测它们在我国适应性辐射方向是从东北向西南。结合豆科蝶形花亚科其它属化石记录及其分布区局限在温带亚洲等现象,认为锦鸡儿植物是一组特化、晚近衍生的类群,起源于北方东西伯利亚晚第三纪中新世后期至上新世。

关键词 锦鸡儿属;青藏高原和喜马拉雅;分布式样;生态适应;分布区关系;起源

本文所涉及的自然地理区域,是青藏高原和喜马拉雅两翼,也包括横断山地区。主体是我国植被和气候带中的青藏高原高寒区。喜马拉雅在西部延伸至克什米尔地区,达 Mani(1978)所划的西北喜马拉雅,约北纬 36°。锦鸡儿属约 80 种,国产约 60 种,主要分布在西北干旱区和青藏高寒区,是一个典型的温带亚洲分布型属。锦鸡儿属在青藏高原和喜马拉雅地区种类丰富,特有现象明显,集中了本属植物的寒化适应方向,因此在属的分布格局中对于了解属的宏观物种形成和种系发生关系有重要意义。

对这一地区锦鸡儿属植物的研究始于十九世纪一些外国植物学者和探险者的猎奇采集及之后的鉴定描述。例如, Royle 1839 年描述和建立了 *C. brevispina*, *C. gerardiana*, *C. polyacantha*。Baker (1876)也描述了 7 种,除去 3 种有误外,其余 4 种,如 *C. conferta*, *C. gerardiana* , *C. polyacantha*, *C. brevispina* 都有详细记载。Schneider (1907)也建立了 *C. sukiensis*, *C. boisi*。进行专属深入研究的是前苏联著名植物学家 Komarov(1908),他通过详细的文献考证、标本引证及描述,确定了本属植物 56 种,隶于 8 系,其中有许多分布在青藏高原和喜马拉雅的新种。他的系统至今具有主导意义,并以本属等分类群,讨论了蒙古-中亚区系的关系 (Komarov, 1947)。70 年代以来,一些学者对喜马拉雅,如克什米尔地区、尼泊尔的本属植物进行了研究(Koba *et al.*, 1994; Polunin &Stainton, 1984; Dhar & Kachroo, 1983; Nair, 1977),进一步核对和补充了标本及资

料。中国科学院从1973年开始,对青藏高原进行了大规模的综合考察。随着《西藏植物志》、《横断山区维管植物》和《中国植物志》(李沛琼,1993;刘媖心,1993;李沛琼,倪志诚,1985)等的完成,锦鸡儿属的分类日趋完善。

在前人工作基础上,笔者根据对国内各大标本馆标本的查阅鉴定,以及对西藏、川西、滇西北等地区的专属考察采集,认定本属植物在本区有24种1变种(表1)。但一些种类如 *C. jubata* 种下单位在本文分析中未计在内,个别疑问种或有争议的种,或未见到标本的种未计在内。分类处理另文报道。本文的地理分布分析一方面建立在属下分类群系统演化的基础上,另一方面结合分布区关系、地史变迁,讨论其宏观的地理分布格局以及形成这些分布格局的原因。

表1 青藏高原和喜马拉雅地区的锦鸡儿属植物

Table 1 The taxa of *Caragana* distributed in the Qinghai-Xizang Plateau and Himalayas

Ser. Caragana	*C. gerardiana* Royle
C. boisi Schneid.	*C. sajaensis* Ni
Ser. Bracteolatae Kom.	Ser. Pygmaeae Kom.
C. bicolor Kom.	*C. densa* Kom.
C. franchetiana Kom.	*C. brevifolia* Kom.
C. sukiensis Schneid.	*C. chinghaiensis* Liou f.
C. polyacantha Royle	*C. opulens* Kom.
C. brevispina Royle	*C. pygmaea* (L.) DC.
Ser. Tragacanthoides	*C. versicolor* Benth.
C. alpina Liou f.	Ser. Spinosae
C. cuneato-alata Liou f.	*C. erinacea* Kom.
C. tangutica Kom.	*C. tragacanthoides* (Pall.) Poir.
C. kozlowi Kom.	var. *himalaica* Kom.
Ser. Leucospinae Y. Z. Zhao	*C. conferta* Benth.
C. tibetica Kom.	Ser. Jubatae
C. junatovii Gorb.	*C. jubata* (Pall.) Poir.
C. changduensis Liou f.	

1 形态变异和种系发生关系

本属植物大多为灌木,最典型的变异表现在小叶数目及排列方式、叶轴脱落、宿存或硬化等。叶为偶数羽状复叶、假掌状叶,或长枝上羽状、短枝上假掌状或羽状密接,叶轴脱落,或宿存并硬化成刺;托叶脱落或宿存并硬化;花梗从很长缩短为几无,翼瓣的爪或耳常有多种变异;荚果圆柱状、扁平,或缩短成三角状,荚果内密被毛,具毛或无毛,种子数目多不等。分布在青藏高原和喜马拉雅的种类羽状叶类群中,叶轴绝大多数宿存并硬化成刺,仅一些种类短枝上叶轴脱落,如 *C. bicolor*, *C. franchetiana*, *C. sukiensis* 等。*C. boisi* 是叶轴脱落的唯一例外,但其托叶成宽三角的扁针刺状,分布川西横断山东缘。

按照 Komarov (1908)、Pojarkova (1945)、刘媖心(1993)和赵一之(1993)的系统,这些种类隶于7系,对 Ser. Tragacanthoides 的划分采纳赵一之(1993)的处理,即根据荚果内具毛或无毛划分两系,但不包括 Ser. Jubatae。

根据染色体资料,特别是染色体倍性资料,Moore(1968)曾对本属的种系发生关系提出一个假设。他首先采纳了来自解剖学关于豆科植物小叶多是原始种类的观点(Dormer, 1945),提出了前树锦鸡儿属(Pre-Arborescentes)为本属的原始类型,即 *C. arborescens* 是原始种类。按照叶从羽状到假掌状类群、叶轴脱落到宿存两个演化方向,把

锦鸡儿植物的系(Series)置于这两个演化方向为座标轴的二维平面上,(图 1)。这里系的名称主要是 Pojarkova 的概念。在这个属的种系发生关系上(图 1),演化高级阶段的叶轴宿存方向主要有 Ser. Tragacanthoides 和 Ser. Acanthophyllae 的种类,如 *C. alpina*, *C. tangutica*, *C. kozlowi*, *C. cuneato-alata*, *C. tibetica*, *C. gerardiana*, *C. bicolor*, *C. franchetiana*, *C. sukiensis* 等。假掌状方向有 Ser. Pygmaeae, Ser. Spinosae 中的 *C. densa*, *C. opulens*, *C. brevifolia*, *C. pygmaea*, *C. versicolor*, *C. erinacea* 等。这些种类,都是青藏高原和喜马拉雅地区的典型分布,处于属的演化高级阶段,表明物种分化是强烈的。

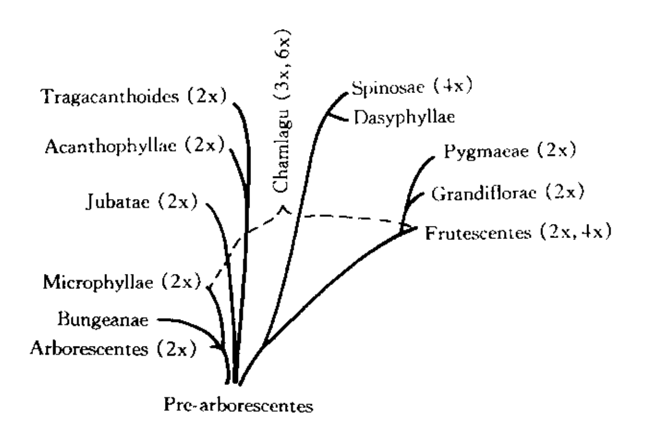


图 1 锦鸡儿属的种系发生关系(引自 Moore, 1968)
Fig. 1 A phylogenetic scheme of *Caragana* (from Moore, 1968)

Moore(1968)也指出,染色体资料与形态特征有一定的相关性,但主要还是以形态特征为基础。我们认为,这正是他的种系发生关系图经得起检验的根本所在,因为如染色体、花粉形态变异(张明理等,1996)都不如形态分化来得明显和强烈。

2 分布式样

2.1 分布

根据吴征镒教授(1979)的中国植物区系区划,在本区分布的 25 种中,横断山分布 14 种,唐古特 9 种,沿喜马拉雅 9 种,藏东南 3 种(与横断山共有),藏南谷地 5 种。图 2、图 3 是几个典型种的分布。横断山不仅拥有最多的种类数目,而且这些种类散布于本属内的 7 个不同系中,占尽本区内所有的系,远比其它区域分化明显,表明它们处于不同的种系发生分支阶段,因而也是属的分化中心(王荷生,1992;路安民,1982)。同时这里也应是本属的一个分布区中心。

青藏高原和喜马拉雅分布的植物不言而喻都是高海拔分布,据详细记录,分布范围在 2200 ~ 5000 m。可分布在 3000 m 以下的种类有 *C. boisi*, *C. bicolor*, *C. franchetiana*, *C. sukiensis*, *C. pygmaea*, *C. opulens*, *C. brevifolia*, *C. conferta*,这其中有许多是森林种,并且多数分布在青藏高原和喜马拉雅外围,特别是东部横断山及喜马拉雅南翼。一个有趣的现象是,藏北高原羌塘地区,作为青藏高原腹地的广大地区,几

无锦鸡儿植物分布，仅 *C. versicolor* 从喜马拉雅噶瓦尔、旁遮布北及克什米尔地区 Zaskar、Ladakh 分布到日土、噶尔、改则一带。

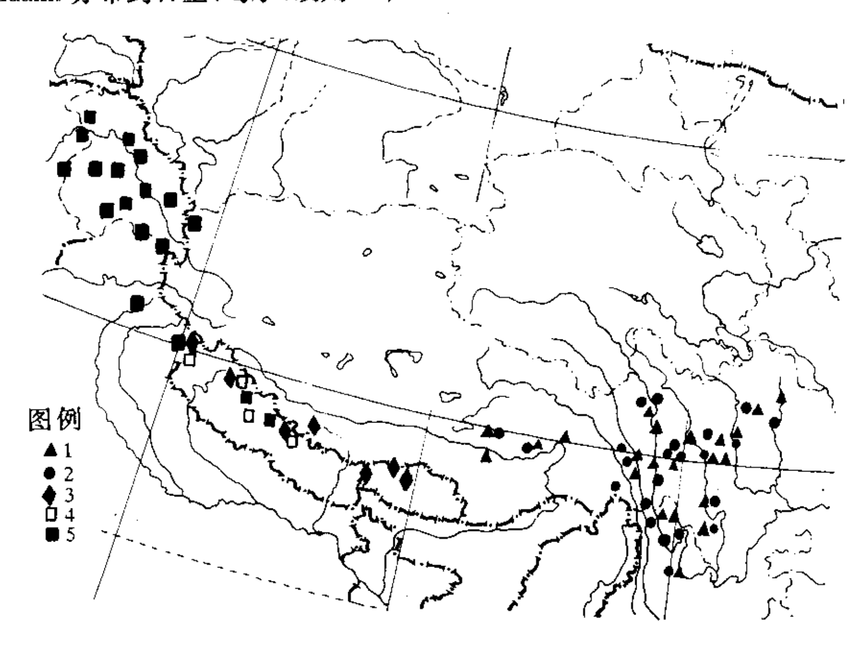


图 2　长齿系 Ser. Bracteolatae 几个种的分布

Fig. 2　Distribution　1. *C. bicolor*; 2. *C. franchetiana*; 3. *C. sukiensis*; 4. *C. polyacantha*; 5. *C. brevispina*

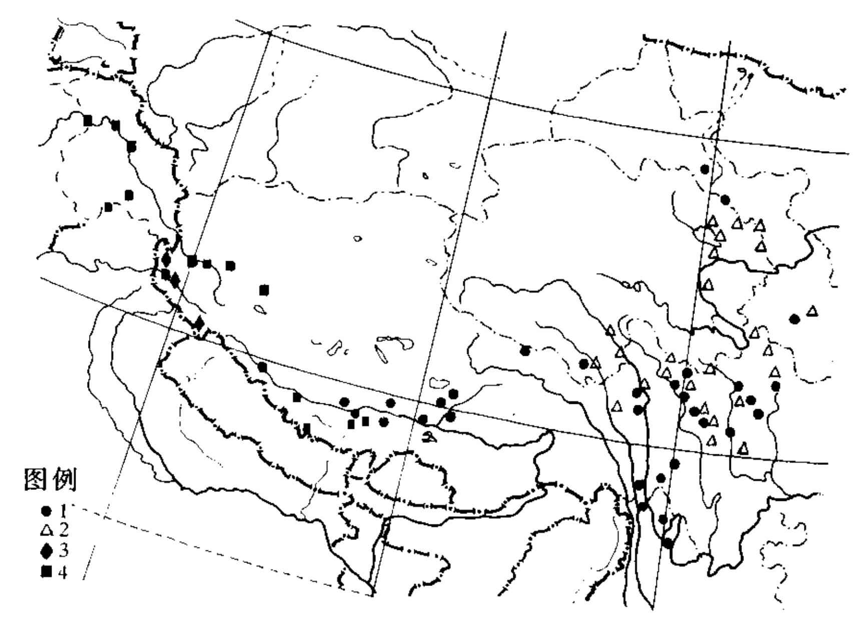


图 3　川西锦鸡儿、青海锦鸡儿、藏北锦鸡儿、异色锦鸡儿的分布

Fig. 3　Distribution　1. *C. erinacea*; 2. *C. tangutica*; 3. *C. gerardiana*; 4. *C. versicolor*

特有现象是分布的一个显著特征。除去 *C. jubata*, *C. tibetica*, *C. pygmaea*, *C. opulens*, *C. brevifolia*，其余种均为特有种或向外有所延伸。*C. jubata* 为亚洲山地分布的种类，分布在本区的高山及华北山地，中亚天山及西伯利亚山地，以其典型的叶轴全部

宿存并硬化成刺，并且常常成为高山灌丛群落而为成本属内一特殊种类。其种下多有变异，主要表现在翼瓣耳的一些形态上(刘媖心，1993)，但似乎与分布没有什么相关性（张明理等，1996)。*C. opulens* 分布在本区的东部，可达祁连山、昌都、察雅、波密。向东分布到华北地区，北以阴山、东以太行山为界，主要分布在华北西部（赵一之，1993）。*C. versicolor* 据记载青海东部、四川西部有分布，但遍查这些地区标本均无此种标本，可能系误定。除了 *C. tragacanthoides* var. *himalaica* 与中亚分布的原变种相联系外，上述的几个种的分布均通过四川西部、青海东部与东部黄土高原地区相联系。

由于气候、植被以及土壤等因素明显分异，替代现象也十分有趣。*C. arborescens* 是一个分布在东北、华北的中生森林种，也分布在西西伯利亚阿尔泰－萨彦岭等地，至川西的松潘、理县、黑水、小金等地，被 *C. boisi* 所替代(张明理，王常如，1993)。后者与前者主要区别是托叶硬化成长而扁的刺。中亚分布的 *C. tragacanthoides* var. *tragacanthoides* 原变种被西北喜马拉雅克什米尔地区分布的其变种 var. *himalaica* 所替代。Ser. Bracteolatae 是 Komarov(1908)确定的系。在本区分布见图2。这一系植物叶轴长枝宿存、短枝脱落，小叶常(4)5～10 对，具苞片，与其它系区别，种类基本稳定。主要分布在横断山和喜马拉雅。在横断山有 *C. bicolor*，*C. franchetiana*，它们区别主要是前者每花梗上常具两花，而后者常具一花，但此性状常不稳定。在翼瓣上 *C. franchetiana* 是双耳，*C. bicolor* 耳与爪近等长，且旗瓣具紫红色或橙黄色，两种几乎有相同的分布区，以横断山为分布中心，向西可达我国藏东南林芝、米林一带。在锡金、不丹和尼泊尔分布着 *C. sukiensis*，*C. polyacantha*，这两种花梗较短，尤其是后者很短。在西北喜马拉雅的 *C. brevispina* 花具簇生梗，每花梗自关节处以上簇生伞形的 1～5(常 3～5)朵花。这一系自横断山、喜马拉雅，形成一个替代系列或假替代系列(王荷生，1992)。

2.2 生态适应

本属植物均为灌木，适生于森林林缘、草甸、草原、荒漠、戈壁。由于具刺及生长茂盛，在群落中可形成建群种或优势种，或纯灌丛。例如在尼泊尔中部草原地带，分别形成以 *C. gerardiana-Artemisia* ssp.（3300～4200 m）和 *C. gerardiana-Lonicera* ssp.(4200～4500 m)两类灌丛(Mani，1978)。在西藏拉萨-当雄形成以川西锦鸡儿 *C. erinacea* 的草原纯灌丛。*C. versicolor* 在尼泊尔北部 Dhaulagiri 成片，*C. sukiensis* 在尼泊尔中部 Langtang 峡谷成灌丛中优势种。青藏高原和喜马拉雅分布的种类大多是高海拔分布，根据植被地带性分异(吴征镒等，1980)，这些种类大致上可划分为森林种，高山草甸－草原种和草原荒漠种。

森林种　一般在林缘，或可生于森林，如在林芝、米林，*C. bicolor* 生长在高山栎林中。主要分布在横断山、藏东南，如 *C. boisi*，*C. bicolor*，*C. franchetiana*，*C. brevispina*，*C. densa*，*C. tangutica* 等。

高山草甸草原种　指藏东北、唐古特、藏南谷地，尼泊尔喜马拉雅及牯姆岭－嘎瓦尔喜马拉雅分布，有 *C. opulens*，*C. jubata*，*C. erinacea*，*C. kozlowi*，*C. changduensis*，*C. sukiensis*，*C. brevifolia* 等。

草原荒漠种　分布在西喜马拉雅至西北喜马拉雅克什米尔地区干旱、寒冷的草原荒漠地带分布，有 *C. versicolor*，*C. gerardiana*，*C. brevifolia* 等。

豆科温带植物类群以寒化和旱化为主要生态适应特征，锦鸡儿属作为一个温带亚洲分布的典型属，对寒化旱化适应尤为明显(张明理，王常如，1993；赵一之，1991；徐朗然，郝秀英，1989)。从系统发育和种系发生关系，Moore(1968) 描画出不同类群的生态适应和分化。分析青藏高原和喜马拉雅分布的种类，我们认为典型的寒化适应的形态变异特征组合是，叶羽状或假掌状，较宽大，叶轴宿存，并硬化成刺且成粗刺，花萼钟状，常具短齿或长齿，花梗较长或短，荚果内外具毛或无，较长，圆柱状，种子多数。主要集中 Ser. Bracteolatae , Ser. Tragacanthoides, Ser. Leucospinae 及一些沿喜马拉雅分布的种类。旱化适应的形态特征主要是叶假掌状，叶片小而狭，叶轴宿存并硬化，花萼多管状，齿较长，花梗无或很短，荚果较短，种子少数，种类主要隶于 Ser. Pygmaeae 和 Ser. Spinosae。在青藏高原东部川西理县、黑水等地分布有叶轴脱落类群 *C. boisi*，抑可认为是寒化的适应特征。干旱或半干旱区的种迁入到青海东部或甘肃西南部，如 *C. opulens*，*C. tibetica*，*C. pygmaea*，*C. brevifolia* 。在青藏高原的唐古特及藏南谷地，据我们观察，分布最广的种可能是代表旱化适应方向的 *C. erinacea* 和 *C. versicolor*。总的来看，由于横断山地区种类较多，且多代表了寒化适应方向，所以，青藏高原和喜马拉雅地区寒化旱化适应兼有，但可能以寒化适应为主要适应方向。

青藏高原和喜马拉雅的温度基本以高寒为主，然而有地域分异，降水也有明显的地域性分异。横断山南部和喜马拉雅东南部受南部印度洋暖湿气流的作用，形成湿润、半湿润地区。藏南谷地和唐古特，由于喜马拉雅的东西屏障作用，印度洋暖湿气流受阻，形成半干旱地区。因此，植物由横断山和藏东南分别向北部唐古特、向西藏南谷地和喜马拉雅辐射适应，并且与植被地带性分布相对应(吴征镒等，1980；Mani, 1978)。沿喜马拉雅，藏东南湿润区有 *C. bicolor*，*C. franchetiana*；在尼泊尔喜马拉雅，湿生和中生种类有 *C. sukiensis* 和 *C. polyacantha*；在西喜马拉雅中生成分占主导地位的草原，旱生型常见，如 *C. versicolor*，*C. gerardiana*；在西北喜马拉雅克什米尔地区寒旱交织的干草原，则有 *C. brevifolia*，*C. conferta*，*C. gerardiana*。从横断山中南部的温暖湿润半湿润山地针叶林地带，分布 *C. boisi*，*C. biocolor*，*C. franchetiana*；向北，达三江上游寒冷半湿润高山灌丛草甸，分布有 *C. tangutica*，*C. kozlowi*，*C. alpina* 等；再达唐古特寒冷半干旱灌丛草甸地带分布有 *C. chinghaiensis*，*C. junatovii*，*C. pygmaea*，*C. opulens* 等。而同时从横断山中南部向西，藏南谷地温暖半干旱灌丛草原有 *C. erinacea*；阿里山地温凉干旱半荒漠与荒漠地带有 *C. versicolor*，*C. gerardiana*。与这些地带植被分布相对应，无论从南到北，还是从东到西，形态变异大致都是从羽状叶小叶较多～羽状叶小叶较少～假掌状叶，花梗长～短，叶轴长枝宿存、短枝脱落～叶轴全部宿存，灌木较高大～较小，荚果长圆柱状～短卵圆形，种子多数～少数。海拔较低～较高。

2.3 分布区关系

本文讨论的地理范围主体在我国，因此参照吴征镒教授(1979) 的论著，以锦鸡儿属为基础，讨论本文有关的分布区问题。对所讨论的区域分隶归于12个分布区(表2)，以各个分布区内所具有的种类为特征，采用两种方法分析。前者分析区域之间的相似性，构建一个最小生成树 MST(Minimum Spanning Tree)表示它们之间的关系。又针对特有性集中的特征，采用特有性简约性分析 PAE(Parsimony Analysis of Endemism)方法。

表 2　锦鸡儿属种类在有关分布区的分布
Table 2　Species distribution in various florestic region in Qinghai-Xizang Plateau and Himalayas

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
横断山北部 N. Hengduan Mt.	+	+	+					+	+							+		+	+	+		+			+
横断山南部 S. Hengduan Mt.		+	+																			+			+
洮河-岷江流域 Tao River-Minjiang River																+	+	+		+					+
三江流域 Three River Gorge			+				+	+	+		+		+						+			+			+
唐古特 Tangut								+				+	+					+				+			
祁连山 Qilianshan								+			+								+	+					+
羌塘 Changtang																					+				
前后藏 U. & L. Xizang							+			+	+				+							+			
藏东南 SE. Xizang		+	+					+																	
中喜马拉雅 C. Himalayas				+	+																+				+
西喜马拉雅 W. Himalayas				+		+								+			+				+				
西北喜马拉雅 NW. Himalayas						+											+				+		+	+	

1. *C. boisi*; 2. *C. bicolor*; 3. *C. franchetiana*; 4. *C. sukiensis*; 5. *C. polyacantha*; 6. *C. brevispina*; 7. *C. alpina*; 8. *C. cuneato-alata*; 9. *C. tangutica*; 10. *C. kozlowi*; 11. *C. tibetica*; 12. *C. junatovii*; 13. *C. changduensis*; 14. *C. gerardiana*; 15. *C. sajaensis*; 16. *C. densa*; 17. *C. brevifolia*; 18. *C. chinghaiensis*; 19. *C. opulens*; 20. *C. pygmaea*; 21. *C. versicolor*; 22. *C. erinacea*; 23. *C. tragacanthoides* var. *himalaica*; 24. *C. conferta*; 25. *C. jubata*.

2.3.1　最小生成树

根据表 1，以种类在分布区内有无，分别编码为 1、0，计算两两地区之间的相似性系数，采用 Jaccard 系数(Brown & Gibson, 1983)

$$J = \frac{a}{n - d}$$

其中 a，d 分别表示两个分布区共有或共无的种数目，n 表示两分布区种的个数之和。

以 Jaccard 系数为基础，应用 Kurskal 方法构造最小生成树(张明理，1995)。结果见图 4。

2.3.2　特有性简约性分析

同样基于表 1，可组成一个分类群 X 种类原始数据矩阵，进行分布区的简约性分析(Rosen, 1988)。本文采用 Hennig 86 程序(Farris, 1988)，选择 ie，得到步长 L = 45 的 7 个等步长的最简约树，然后进行 Nelson 和谐性分析，得到一个 Nelson 和谐性分支图。其中 Ci = 0.55，Ri = 0.45(图 5)。

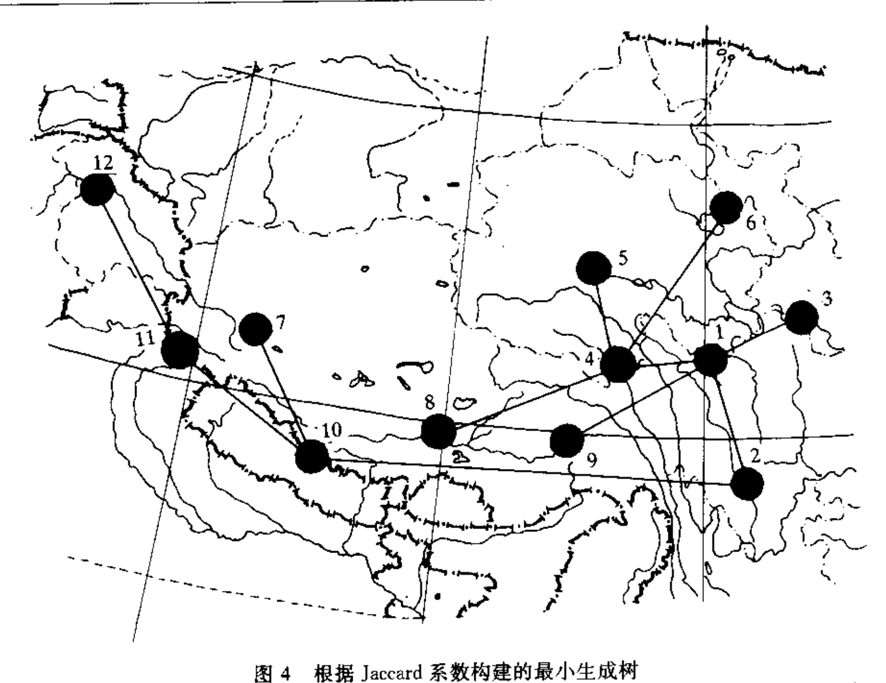
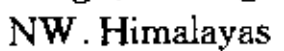


图4　根据 Jaccard 系数构建的最小生成树

Fig. 4　A MST based on Jaccard coefficient. 1. N. Hengduan; 2. S. Hengduan; 3. Tao River-Minjiang River; 4. Three River Gorge; 5. Tangut; 6. Qilianshan; 7. Changtang; 8. U. & L. Xizang; 9. SE. Xizang; 10. C. Himalayas; 11. W. Himalayas; 12. NW. Himalayas



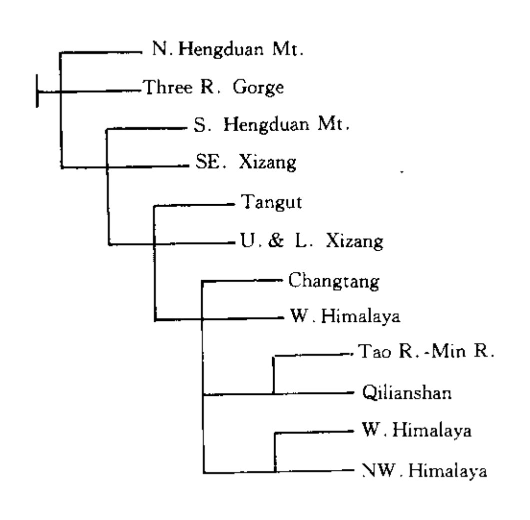


图5　特有性简约性地区分支图

Fig. 5　An area cladogram of PAE of *Caragana* distribution

从MST和PAE结果图，都表明横断山及其邻近地区和喜马拉雅西部联系较为疏远，大致形成两大区域。横断山北部成为区系结，向西藏东南，沿三江流域向北唐古特等方向辐射，进一步表达了生态适应特征。PAE图还表明横断山及其邻近地区多位于地区分支图的根部，也证明横断山是散布中心(Wu, 1988)。西喜马拉雅与西北喜马拉雅关系密切，而与其它区域联系疏远，也许可解释为中亚成分的侵入，但一些种为特有分布，表明生态因子作用对物种形成影响之大。而青藏高原东部的洮河－岷江流域以及唐古特中上部阿尼玛卿－祁连在PAE中跳离横断山，自然使人联想到这两个区域中受黄土高原半干旱、干旱区成分的侵入。

3　地理分布与有关起源问题的探讨

锦鸡儿属植物局限分布在温带亚洲，向东不过太平洋，向南达喜马拉雅南翼及横断山南部，在我国东部秦岭淮河以南亚热带地区，仅有 *C. sinica* 分布，且有些是栽培。喜马

拉雅青藏高原外来成分较少，除去个别种外，绝大部分种类为本区特有。而且特有分布是随着温带降水等生态条件变化而变化，跨越不同水平地带性植被分布的种类仅是极个别种，揭示了物种形成中生态成因占有重要地位。种种现象表明本属是一组较晚分化出来的类群，至少比与之近缘的广布类群黄耆属 *Astragalus* 和棘豆属 *Oxytropsis* 要晚出一些(Polhill, 1981)。这些类群包括锦鸡儿属植物目前尚未见到化石记录的报道。

在整个属的分布格局中，旱化和寒化的生态适应形成明显分异的地理分布，对应于我国西北干旱区和青藏高寒区。青藏高原和喜马拉雅作为寒化适应的中心地区，也是属的分化中心之一。分布在这里的类群，如 Ser. Tragacanthoides, Ser. Leucospinae, Ser. Bracteolatae 等，以及一些旱化类群 Ser. Pygmaeae, Ser. Spinosae，其种类具有较多的衍生特征。它们位于属的种系发生关系的高级阶段，而较为原始的类群几乎没有，所以，不可能成为起源中心。这里需要指出的是，横断山区可能不是本属的起源中心，虽然物种在此发生了强烈分化，并且向北、向西辐射。

对 *C. arborescens* 和 *C. boisi* 替代现象及其青藏高原东部黄土高原类群的分析(张明理，王常如，1993；徐朗然，郝秀英，1989)，可推测物种在我国有沿东北 - 西南通道(王文采，1992) 扩散适应的趋势。由于锦鸡儿属的祖先类群可能是中生，温性，羽状叶，叶轴脱落(Moore, 1968；Dormer, 1945)，*C. arborescens* 可能最接近这些较原始类群。这一种类分布在我国东北、内蒙古沿大兴安岭和华北等地，还分布在阿尔泰 - 萨彦岭，与之近缘的是 Ser. Caragana, Ser. Microphyllae 中的一些种类，也在这些地区有较集中的分布。特别联系到 *C. arborescens* 的分布，似可推测本属植物是北方东西伯利亚亚洲古老的山地(吴鲁夫著，1964)起源的。赞同赵一之(1993)、Sanczir(1979)的观点。这一看法，也能较好地解释整个属的地理分布和生态适应格局。

根据化石记录(陶君容，1992；Guo & Zhou, 1992；Herendeen *et al*., 1992)，主要是木本植物化石，豆科植物三亚科在始新世时就已经开始出现并且分化。陶君容(1992)根据中国第三纪植物化石记录，把中新世划分为草本植物繁盛时期，但中新世化石记录还大多是热带、亚热带的木本灌木属，如蝶形花亚科中 *Indigofera* , *Desmodium* , *Dalbergia*, *Lespedeza*, *Pueraria*, *Wisteria*, *Campylotropis* 等，中新世晚期气候变凉，草本植物才大量兴盛起来，大概才有如黄耆属植物发生和分化，中新世晚期及之后的上新世，也许才有锦鸡儿属的发生和分化。这可能是锦鸡儿属植物发生的上限，不可能比这个时间更早。至于今日分布格局，受喜马拉雅强烈隆起，即上新世末至更新世早期喜马拉雅隆起第二幕(李吉钧等，1979)的影响，亚洲内陆干旱，高原寒化旱化，奠定和形成了今日格局的基础，并且受第四纪冰川活动影响，造成一些分布区的缩小或间断，例如 *C. arborescens* 被蒙古高原隔开，形成在西伯利亚东西两侧的分布。

喜马拉雅虽然为东、西物种迁移提供了通道，但东部和西部联系微弱，没有一个种沿喜马拉雅广布，似乎看不出植物长距离扩散的踪迹。喜马拉雅东部藏东南和藏南谷地，受横断山物种适应辐射，与之关系密切(Wu, 1988)，分布区关系分析也说明了这一点，如藏东南分布有 *C. bicolor*, *C. franchetiana*，藏南谷地有 *C. erinacea*。因此，物种不是沿喜马拉雅长距离从东向西扩散，也不是由西向东扩散，而是就地受生态因子限制的结果。

既然锦鸡儿属植物可生长于干旱地区的荒漠、戈壁，又可及高寒地区的喜马拉雅，但

青藏高原腹地的广大地区藏北高原何以仅有 *C. versicolor* 等极少数种类分布，且仅是从西喜马拉雅普兰、札达、日土一线渗入。其可能的解释，一方面是本属植物在青藏高原和喜马拉雅典型的山地分布，另一方面抑或是本属植物起源较晚，从横断山等地到高原面上适应辐射能力局限的反映。

致谢 承蒙吴征镒教授亲切指导，吴征镒、李锡文教授审阅本文并提出宝贵意见，徐朗然、赵一之、倪志诚、武素功、周浙昆教授赠、借阅资料或野外工作中帮助，张寿洲、常朝阳、候岁稳先生分别参加了西藏、川西、滇西北的野外考察和采集，梁爱萍博士帮助计算，一并深表谢意。

参 考 文 献

王文采，1992. 东亚植物区系的一些分布式样和迁移路线. 植物分类学报，**30**(1):1～24，**30**(2):97～117

王荷生，1992. 植物区系地理. 北京:科学出版社

刘媖心，1993. 锦鸡儿属. 中国植物志. 第42卷1分册. 北京:科学出版社，13～67

李吉钧，文世宣，张青松等，1979. 青藏高原隆起的时代、幅度和形式的探讨. 中国科学，**6**:608～616

李沛琼，1993，锦鸡儿属. 见:王文采主编. 横断山区维管植物. 上卷. 北京:科学出版社，934～939

李沛琼，倪志诚，1985. 锦鸡儿属. 见:吴征镒主编. 西藏植物志. 第2卷. 北京:科学出版社，779～789

吴征镒，1979. 论中国植物区系的分区问题. 云南植物研究，1(1):1～22

吴征镒主编，1980. 中国植被. 北京:科学出版社

张明理，1995. 最小生成树MST的系统学与生物地理学意义. 西北植物学报，**15**(2):154～160

张明理，王常如，1993. 秦岭和黄土高原地区锦鸡儿属的表征，分支和生物地理学的探讨. 云南植物研究，**15**(4):332～338

张明理，田希娅，宁建长，1996. 锦鸡儿属植物花粉形态及其分类意义. 植物分类学报，**34**(4):397～409

赵一之，1991. 内蒙古锦鸡儿属的分类及其生态地理分布. 内蒙古大学学报，**22**(2):264～273

赵一之，1993. 中国锦鸡儿属的分类学研究. 内蒙古大学学报，**24**(6):631～653

陶君容，1992. 中国第三纪植被和植物区系历史及分区. 植物分类学报，**30**(1):25～43

徐朗然，郝秀英，1989. 黄土高原和秦岭山地锦鸡儿属植物的分类和地理分布. 西北植物学报，**9**(2):92～101

路安民，1982. 论胡桃科植物的地理分布. 植物分类学报，**20**(3):257～274

吴鲁夫 E B 著，仲崇信等译，1964. 历史植物地理学. 北京:科学出版社，304～363

Baker J G, 1876. Leguminosae. In: Hooker J D ed. Flora of British India. vol 2. London: L. Reeve & Co, 56～306

Brown J H, Gibson A C, 1983. Biogeography. St. Louis: V C Mosby

Dhar U, Kachroo P, 1983. Alpine Flora of Kashmir Himalaya. Jodhpur: Sci Pub

Dormer E J, 1945. An investigation of the taxonomic value of shoot structure with special references of the Leguminosae. Ann Bot N S 9, 141～161

Farris J S, 1988. Hennig 86, version 1.5. New York

Guo S X, Zhou Z K, 1992. The megafossil legumes from China. In: Herendeen P S, Dilcher D L eds. Advances in Legume Systematics, part 4. Kew: The Royal Bot Gard, 207～223

Herendeen P S, Crepet W L, Dilcher D L, 1992. The fossil history of the Leguminosae: phylogenetic and biogeographic implications. In: Herendeen P S, Dilcher D L, eds. Advances in Legume Systematics, part 4. Kew: The Royal Bot Gard, 303～316

Komarov V L, 1908. Generis *Caragana* monographia. Acta Horti Petrop, **29**(2):177～388

Komarov V L, 1947. V L Kamarov Oprea Selecta. Mosquae: Acad Sci URSS, 159～342

Koba H, Akiyama S, Endo Y, Ohba H, 1994. Name list of the flowering plants and *Gymnosperms* of Nepal. The Museum, Univ Tokyo, Material Reports, No. 32, Tokyo, 91～92

Mani M S, 1978. Ecology and Phytogeography of High Altitute Plants of the Northwest Himalaya. London: Chapman and Hall

Moore R J, 1968. Chromosome numbers and phylogeny in *Caragana* (Leguminosae). Can Bot J, **46**:1513～

1522

Nair N C, 1977. Flora of Bashahr Himalayas. Hissar Madras: International Bioscience Publishers, 73～74

Pojarkova A I, 1945. *Caragana*. In: Komarov V L ed. Flora of the USSR. Moscow and Leningrad: Editio Academiae Scientiarum URSS, **11**: 327～368

Polhill R M, 1981. Galegeae. In: Polhill R M, Raven P H eds. Advances in Legume Systematics, part 1. Kew: The Royal Bot Gard, 357～363

Polunin O, Stainton A, 1984. Flowers of the Himalaya. Delhi: Oxford Univ Press

Rosen B R, 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. In: Myers A A, Giller P S eds. Analytic Biogeography. London: Chapman and Hill, 437～481

Wu Z Y, 1988. Hengduan mountain flora and her significance. J Jap Bot, **63**(9): 297～311

Sanczir Cz, 1979. Genus*Caragana* Lam. Systematic, geography, phylogeny and economic significance in study on flora and vegetation of P. R. Mongolia. Vol 1. Ulan-Bato: Academic Press, 233～388